LEBENSWEISE

UND

ENTWICKLUNG DES BITTERLINGS

(RHODEUS AMARUS).

DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

BEI DER

KÖNIGL. FRIEDRICH-ALEXANDER-UNIVERSITÄT ZU ERLANGEN

VORGELEGT AM 6. JULI 1892

VON

ADAM OLT

AUS BREITENBRUNN (IM ODENWALD).

LEIPZIG

WILHELM ENGELMANN

1893.

(Separat-Abdruck aus: Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. LV. 4. Heft.)

Der Verfasser fühlt sich zuförderst gedrungen, an dieser Stelle nach zwei Seiten hin seinen innigsten Dank auszusprechen. Derselbe gebührt zunächst Herrn Professor Dr. Selenka für die geschätzten Rathschläge, mit denen er den Gang der Arbeit leitete. Herrn Privatdocenten Dr. Fleischmann schuldet er Dank für das rege Interesse, mit dem er die Untersuchungen verfolgte und für die vielen technischen Winke, welche die Arbeit wesentlich erleichterten.

In Folgendem berichte ich über die eigenthümlichen Formgestaltungen der Bitterlings-Embryonen während des Verbleibens in den Kiemen der Fluss- und Teichmuschel, sowie über den sonderbaren Bau des geschlechtsreifen Bitterlingsweibchens und über die Wasserströmungen in der Kiemen- und Mantelhöhle der Muscheln.

1. Historischer Überblick.

Der Bitterling ist in Mitteleuropa ziemlich allgemein verbreitet. Kraus fand ihn in der Ens, dem Neckargebiet, dem Böckinger See, bei Würzburg im Main, in der Isar und bezog ihn aus der Spree und dem Tegelsee.

Noll konstatirte sein Vorkommen im Main bei Würzburg, Aschaffenburg und Frankfurt.

Heckel und Kner (2) geben als Fundorte an: die Donau, den Teufelbach bei Pest, die warmen Quellen bei Töplitz, die Gewässer Kroatiens, die Weichsel, die Ocker, die Flüsse Kleinasiens und Serbiens. In den Gewässern Venedigs wird nach Martens (Bd. II. p. 327) der Bitterling als Katzenfutter gefangen. Nach Valenciennes findet sich Rhodeus in allen süßen Gewässern Frankreichs und soll in Paris vielfach gegessen

werden; auch bestreitet Valenciennes den bitteren Geschmack, welchen viele Ichthyologen Rhodeus zuschreiben. Heckel und Kner (2) behaupten sogar, dass alle Fische mit Ausnahme des Barsches den Bitterling seines außerordentlich bitteren Geschmackes wegen verschmähen. Von Dybowsky und Rosenhauer wurde in der Aftergegend dieses Fisches ein eigenthümliches Anhangsgebilde beobachtet, jedoch nicht gedeutet. Kraus (3) beschrieb 1858 genanntes Organ als Legeröhre und sprach es zum ersten Mal als Urogenitalpapille an. Noll (4) sagt in einer Randbemerkung, dass er schon 1857 vor Kraus in Stuttgart dieses Organ als Urogenitalpapille demonstrirt habe. Ferner macht dieser Autor 1877 die Beobachtung, dass Rhodeus amarus mittels dieser Röhre seine Eier in die Kiemen gewisser Muscheln legt, von denen er als Träger anführt: Unio pictorum, U. tumidus, U. batavus, U. crassus, seltener fand er die Eier bei Anodonten.

Schon 1792 war Cavolini (10) das Vorkommen von Fischeiern in Muscheln bekannt, und Aubert (5) studirte später an Fischeiern, welche er Muscheln entnahm, die Capillargefäßbildungen. Diese Forscher kannten die Herkunft der Eier jedoch nicht, zweifellos waren es Bitterlingseier.

Noll (4 a) sammelte 1877 sehr viele Muscheln und fand, dass sich alle bei ihnen vorgefundenen Eier nach der Weiterentwicklung als Abkömmlinge des Bitterlings erwiesen. Er giebt ferner eine genaue Beschreibung über Lebensweise und Gewohnheiten des Bitterlings, machte Beobachtungen über die Eiablage und dergleichen mehr.

Die Laichzeit fällt nach ihm in die Monate Mai und Juni. In der Seine soll Rhodeus von Mai bis August laichen (Valenciennes).

Heckel und Kner (2) geben April als Laichzeit an, übersahen aber die Legeröhre.

Kraus (3) machte an 14 Bitterlingen Beobachtungen und will im November an den Weibchen die Urogenitalpapille eben so entwickelt gesehen haben, wie bei den am 10. Juni eingefangenen, auch seien die Eierstöcke mit Eiern gefüllt gewesen, eine Angabe, deren Richtigkeit ich bezweifeln möchte.

2. Bau der Muschelkieme und Wasserströmungen in der Mantelhöhle.

Die Muscheln, welche ich als Träger der Rhodeuseier untersuchen konnte, zeigen eine so übereinstimmende Beschaffenheit ihres Kiemenapparates und der Cirkulationsverhältnisse des Athemwassers, dass sie alle einheitlich, ohne Berücksichtigung der einzelnen Arten, besprochen werden können. Bezüglich der Nomenklatur sei es mir gestattet, die anatomischen Verhältnisse der Muscheln in grobem Umriss zu skizziren.

Der Kiemenapparat baut sich bekanntlich aus vier Kiemenblättern

auf, deren an jeder Seite des Muschelkörpers zwei liegen. An ihnen ist ein vorderes Mund- und ein hinteres Kloakenende zu unterscheiden, sowie ein unterer freier und ein oberer Insertionsrand.

Jede Kieme setzt sich aus zwei Lamellen zusammen, welche am freien Rande in einander übergehen und längs des Insertionsrandes einen Kanal, den Kiemengang, zwischen sich schließen, welch letzterer am vorderen Ende der Kieme blind geschlossen seinen Anfang nimmt und in die Kiemenhöhle mündet. Die innere und die äußere Lamelle jeder Kieme stehen durch Septen, welche rechtwinkelig von den Kiemengängen in Abständen von 0,8 bis 3,0 mm nach dem freien Rande der Kieme verlaufen, in Verbindung, so dass kleine Kanäle entstehen, die wegen ihrer Lage am glücklichsten als Interlamellarräume bezeichnet werden. Innere und äußere Lamelle jeder Kieme sind siebartig mit feinsten Kanälchen ausgestattet, welche die Kommunikationen der Mantelhöhle mit den Interlamellarräumen und den Kiemengängen in zweiter Instanz vermitteln. Ich schließe mich hier Bonnet's Bezeichnung an und nenne sie respiratorische Kanäle.

Das Kanalsystem nimmt seinen Ursprung auf der Kiemenoberfläche in den zahlreichen respiratorischen Kanälen, die unmittelbar in die Interlamellarräume führen, diese gehen in die Kiemengänge, welch letztere vor und unter der Kloake in eine sackartige Erweiterung, die Kiemenhöhle, einmünden.

Da letztere mit der Kloakenhöhle sich vereinigt, aber an dieser nur ein Ausströmen stattfindet, setzte ich Zweifel in die Angabe Bonnet's (15, p. 302). Über die Funktion der respiratorischen Kanäle sagt er: »Sie stellen demnach kurze Kanäle dar, welche die Dicke einer Lamelle durchsetzend, das Wasser aus dem Interlamellarraum leiten und eine allseitige Bespülung der Gefäßverbindungen erleichtern.« Die Richtigkeit dieser Annahme setzt eine Strömung von der Kiemenhöhle nach den Kiemengängen voraus.

Um dieser Frage näher zu treten, war ich gezwungen, das Experiment entscheiden zu lassen. Ich stellte daher eine große Reihe Versuche theils mit Schwefelmilch, theils mit Wasser, in dem Karminkörnchen in feinster Zertheilung suspendirt waren, an. Wirkliche Farblösungen können nicht zu Versuchen verwandt werden, da sie in das zarte Gewebe der Muschel eindringen und das Resultat der Beobachtung stören. Karmin aus ammoniakalischer Lösung mittels Essigsäure ausgefällt, erweist sich wegen der Feinheit der Körnchen hierzu sehr geeignet. Wird die überschüssige Essigsäure ausgewaschen, dann übt das Karminwasser keinen besonderen Reiz auf die Muschel aus; sie athmet es gleich gewöhnlichem Wasser ein.

Versuch I. Vorgenommen an Anodonten und Unionen, welche in einem Wasserbecken lagen oder im Sand weiterkrochen.

Mittels Pipette wurde Karminwasser in Tropfenmengen an den verschiedensten Stellen des Schalenrandes aufgeträufelt. Das Wasser strömte am Athemsipho ein und verschwand; vor die Kloakenöffnung gebracht, wurde es in einem Strome von der Muschel weggetrieben, oder es diffundirte in das umgebende Wasser ohne in den geringsten Mengen in die Kloake einzudringen, während ein Theil wohl zufällig in den Athemsipho gelangte. Sind Kloaken und Athemsipho geschlossen, dann zeigt sich keine Strömung. Am vorderen Schalenrande in der Gegend des Mundes strömte Karminwasser energisch ein; zuweilen ist diese Strömung geschwächt, sogar sistirt. An der Fußkante ließ sich keine ausgesprochene Strömung nachweisen. Etwa 30 Minuten nach Vornahme des Versuches war der untere Schalenrand mit rothen Schleimklumpen besetzt. Aus dem Athemsipho wurden mitunter durch Schließen der Schalen rothe Schleimklumpen willkürlich ausgeworfen, während der Kloakenschleim höchstens blassroth gefärbt war.

Versuch II. Eine der Schalen wird sorgfältig von ihrer Verbindung mit dem Mantel und den Muskeln abgelöst, so dass Kiemen, Mundlappen und Fuß für die direkte Beobachtung zugängig sind. Karminwasser wird an den verschiedensten Körpertheilen der Muscheln in Spuren aufgeträufelt.

Direkt auf die Oberfläche einer Kieme gelangte Körnchen werden in ganz bestimmten Richtungen konstant weiterbewegt. Sie ballen sich mit Schleim zu Klumpen oder bilden lange Ketten und Stränge, deren Gesammtbewegung gleiche Richtung mit den isolirt bewegten Körnchen oder zufälligen Schmutztheilchen beibehält.

Die Bewegungsrichtungen auf den einzelnen Kiemen weisen bei verschiedenen Muschelarten einige Abweichungen auf, Unionen und Anodonten aber zeigen vollkommene Übereinstimmung bezüglich ihrer Wassercirkulation: Auf der äußeren Fläche der lateralen Kieme bewegen sich sowohl vom Rande als auch von irgend einer Stelle die Körner direkt nach der Rinne zwischen Insertion des Mantels und der angrenzenden Kieme (Fig. 14 *a*). In dieser Kiemenmantelrinne wandern alle Körner in konstantem Strome nach dem vorderen Ende der Kieme, dann längs der Mantelinsertion (Fig. 14 *b*) bis zu den Mundlappen weiter. Die Mundlappenflächen arbeiten die Partikelchen von ihren Rändern bis zur Spitze, wo sie, meist mit Schleimklumpen vereinigt, in der Nähe des Mundes abfallen.

Auf der inneren Fläche der lateralen Kieme bewegt sich das Karmin senkrecht nach oben; in der Rinne zwischen diesem Blatt und

der äußeren Lamelle der inneren Kieme angelangt, tritt es auf letztere über und bewegt sich dann abwärts (Fig. 15 *e*) bis zu dem freien Rande der inneren Kieme (Fig. 15 *f*), von wo die Körner längs der Kante nach den Mundlappen hin laufen, während auf der Innenfläche der inneren Kieme die Strömung genau wie auf der Außenfläche nach dem freien Rande, alsdann den gleichen Weg bis zu dem vorderen Kiemenende einschlagend, verläuft. An dieser Stelle treffen sich also jederseits zwei Ströme, derjenige, welcher der Kiemenmantelrinne entlang läuft und der des freien inneren Kiemenrandes (Fig. 14 *b*). Die Verhältnisse sind rechts und links dieselben, so dass sich vier Ströme in der Mundgegend vereinigen. Es gerathen daher an diesem Sammelpunkt die Karminkörner in eine sehr lebhafte Strudelbewegung.

Auf beiden Außenflächen des Körpers machen sich zwei weniger scharf gesonderte Stromrichtungen nach dem hinteren Fußende zu geltend. Der eine Strom kehrt nach oben, um sich mit dem der inneren Kieme zu vereinigen, der andere führt über die hintere Fußkante und hierauf durch den Schalenrand nach außen.

Versuch III. Untersuchungen über die Strömungen im Inneren der Kiemen.

a) Die Muschel wird nach Versuch II vorbereitet; in ihre Kiemengänge werden Fenster geschnitten.

In den Kiemengängen sind keine Karminkörner zu entdecken, selbst nicht bei reichlichem Aufträufeln des Karminwassers auf die Kiemenoberflächen. Versuche mit Schwefelmilch geben das gleiche Resultat.

b) Theile der Kiemenlamellen werden abgetragen, Karminwasser wird aufgeträufelt.

Die Karminkörner wandern in konstanter Bewegung längs der Interlamellarräume aufwärts, wenn sie durch Verletzung der Lamelle in das Innere der Kieme gelangten, um dann durch die Kiemengänge nach der Kloake ausgespült zu werden. Die Erscheinung bei a besagt, dass Formelemente wie Karmin- oder Schwefelkörnchen bei intakter Kieme von ihrer Oberfläche nicht in die inneren Kanäle der Kieme gelangen können; trotzdem besteht nach Erscheinung b eine Strömung in den Interlamellarräumen, nach den Kiemengängen und der Kloake. Farblösungen dringen freilich durch die Lamelle in die Interlamellarräume nach den Kiemengängen vor; Versuche mittels Farblösungen sind jedoch nicht maßgebend, da Lösungen durch intaktes Gewebe dringen könnten. Allerdings liegt hier die Annahme, dass die Farblösungen durch die respiratorischen Kanäle eindrangen doch näher. Im Allgemeinen geht aus Versuch III hervor, dass Flüssigkeiten von der

Kiemenoberfläche in die Interlamellarräume eindringen und von diesen nach den Kiemengängen und der Kloake weiterströmen. Dass ein Strom in dieser Richtung stets existirt, ist schon aus dem konstanten Ausfluss an der Kloakenöffnung nach Versuch I zu schließen, denn eine solch beträchtliche Wassermenge kann nicht durch den Darm allein ihren Weg nehmen. Der Insertionsrand der inneren Kieme ist nicht in seiner ganzen Länge geschlossen, sondern lässt einen freien Spalt, wodurch eine Kommunikation zwischen dem inneren Kiemengang und der Mantelhöhle besteht. Nun könnte eingewendet werden, ein Strom ginge von der Mantelhöhle durch diesen Spalt in den inneren Kiemengang und liefere das an der Kloake ausströmende Wasser. Versuche mit Karminwasser, ja selbst mit Farblösungen sprechen nicht für diese Annahme.

Durch zahlreiche Modifikationen der Versuche bestätigten sich stets obige Resultate. Großen Exemplaren der Anodonta cellensis z. B. setzte ich Glaskeile ein, so dass die Schale ca. 3 cm offen stand. Wurden dann die Muscheln in Wasser schwebend aufgehängt, so bot sich ein Einblick zwischen die einzelnen Kiemenblätter. Durch Einträufeln von Schwefelmilch entstanden wolkige Trübungen, welche nach den Zwischenräumen der Kiemenblätter vordrangen. Sehr bald folgte klares Wasser nach, und die Trübungen verschwanden, dagegen traten gelbe Straßen in der Kiemenmantelrinne und an dem freien Rande der medialen Kieme auf, übereinstimmend mit den Versuchen II und III. Die gelben Straßen bestanden aus Schwefelkörnchen und ihre rasche Abscheidung aus der Schwefelmilch lässt sich nur durch einen Filtrationsprocess, der auf der Kiemenoberfläche statthaben muss, erklären. Das Wasser dringt in die respiratorischen Kanäle ein und die abfiltrirten Körnchen werden von dem Cilienkleid der Kiemenoberfläche nach den Erscheinungen des Versuches II weitergetragen. Unter dem Mikroskop kann man am Flimmerepithel der Muschel die Bewegungen der Cilien und das Vorrücken der Schmutztheilchen oder der Karminkörner bequem beobachten. Auf der Kiemenoberfläche beträgt die Geschwindigkeit der Körnchenbewegung ca. 1,6 mm in der Sekunde. Die angegebene Zahl ist das mittlere Verhältnis des durchlaufenen Weges vom hinteren Rande der Kieme bis zur Mundlappenspitze. Hemmen Schleimmassen die Bewegung, so räumt man dieselben mit einem Pinsel aus dem Wege.

Die Ausstattung der Muschel mit dem Wimperkleid hat dreifach wichtige Bedeutung. Die Wimpern unterhalten einen konstant cirkulirenden Wasserstrom, der am Athemsipho eindringt, sich über die Außenfläche der Kiemen ergießt, durch die vielen respiratorischen Kanäle nach den Interlamellarräumen und weiter durch die Kiemengänge fließt, um als verbrauchtes Athemwasser die Kloake zu verlassen.

Ferner beschaffen die Cilien durch das Erfassen der festen Theilchen ein möglichst reines Wasser für die Respirationswege, eine sehr wichtige Funktion, da die Muschel meist auf einen Aufenthalt in schlammigem Wasser angewiesen ist. Durch diese beständige Bewegung wird außerdem eine andere Stromrichtung vereitelt. Ein Eindringen des respiratorischen Wassers von der Kiemenhöhle her hätte bald Funktionsunfähigkeit der Kieme zur Folge, da aller Schmutz dieses Wassers sich in dem Inneren der Kieme ablagern und Interlamellarräume und Kiemengänge unwegsam machen würde. Die dritte Bedeutung der Cilienbewegung ist eine nutritive. Algen und Pflanzenreste gelangen mit dem Wasser in die Mantelhöhle, von wo sie auf den nach Versuch II und III angegebenen Straßen bis zu den Mundlappen befördert werden; hier fallen sie ab und gelangen in den von dem Munde aufgenommenen Strom (Versuch I). Alle von mir untersuchten Muscheln zeigten die Körnchenbewegung nach den angegebenen Endpunkten der Mundlappen. Nur fand ich bei Dreyssena polymorpha, Cyclas cornea und Pisidium eine Abweichung der Strömung auf der äußeren Kiemenoberfläche in der Art, dass hier die festen Theilchen nach dem freien Rande, also abwärts befördert werden, um von hier nach dem Munde zu gelangen; ein Strom innerhalb der Kiemenmantelrinne existirt also in diesem Falle nicht. Dreyssena ist geradezu angewiesen, mit dem Athemwasser ihre Nahrung aufzunehmen, da außer dem Athemsipho keine Öffnung, durch welche ein Einströmen stattfinden könnte, besteht; auch sitzt sie bekanntlich mit Byssusfäden fest, ist also nicht im Stande, ihrer Nahrung nachzukriechen. Das starke Einströmen an dem Athemsipho ist bei der Kleinheit dieser Muschel geradezu erstaunlich.

Nach dieser Abschweifung dürften die Verhältnisse, welchen das Bitterlingsei in der Muschel unterworfen ist, wesentlich klarer zu beurtheilen sein. Befremden muss es nur, dass das Rhodeusei gerade an einer Stelle einwandert, an welcher das Wasser ausströmt. Das Ei hat also auf seinem Wege bis zu dem Ort der Entwicklung einen Gegenstrom zu überwinden; die Möglichkeit der Einwanderung durch eine andere Öffnung als durch die Kloake ist ausgeschlossen. Noll (4) giebt als Einwanderungsstelle des Eies den Athemschlitz an, in welchen das Bitterlingsweibchen seine Legeröhre versenke. Aus rein anatomischen Gründen ist diese Annahme schon ausgeschlossen, was folgende Befunde ergeben: Der Weg durch den Athemsipho führt direkt in die Mantelhöhle; zwischen dieser und der Kiemenhöhle breitet sich als vollständiger Abschluss die Vereinigung der vier Kiemenenden aus. Lateral geht die Verwachsung der Kiemenenden in je eine rechte und linke Bindegewebslamelle über, die den Endabschnitt des Kiemen-

apparates an das Mantelblatt befestigen und sich hinten in die kranzförmige Lippe der Kloakenöffnung fortsetzen. Ein dem Ei passabler Weg von der Kiemen- in die Mantelhöhle oder umgekehrt besteht sonach nicht.

Die Resultate der Experimente waren nach Lage der anatomischen Verhältnisse vorauszusehen. Elfenbeinkügelchen von Größe der Bitterlingseier gelangten durch den Athemsipho regelmäßig in die Mantelhöhle und später durch den Schalenrand nach außen, während in die Kloake geworfen, sie oft bis zu den Interlamellarräumen rollten. Das gleiche Schicksal erfuhren natürliche Eier. Nicht immer gelingt das Experiment, denn durch kräftigen Ruck mit den Schalen verstärkt die Muschel den abführenden Wasserstrom und wirft leicht die Eier wieder aus. Kleine Muscheln entledigen sich der Eier weniger leicht als die großen Exemplare der Anodonta cellensis, welche im Gegensatz zu den obigen einen sehr starken Wasserstrom beim Schließen erzeugen. Am zahlreichsten finden sich die Bitterlingseier in kleinen Muscheln, den Unionen und jungen Anodonten; es ist sehr wahrscheinlich, dass die Ursache in der Stärke des ausführenden Wasserstromes liegt.

Noll (4) machte im Aquarium die Beobachtung, dass Rhodeus besondere Vorliebe für Unio pictorum zeige und bei der Wahl diese Muschel der Anodonta als Amme vorziehe. Bei kleinen Anodonten, welche an Größe den Unionen gleich kamen, fand ich die Bitterlingseier eben so zahlreich, spärlicher dagegen bei ausgewachsenen Anodonten und höchst selten bei den Riesenexemplaren der Anodonta cellensis. Letztere hatten wohl alle Eier nach der Empfängnis regelrecht ausgeworfen.

3. Das Einwandern der Bitterlingseier in die Kiemen der Muscheln.

Das Wandern des Eies durch die Kiemengänge in die Interlamellarräume ist ganz von den Gesetzen der Mechanik abhängig: nur durch seine specifische Schwere wird es weitergeführt.

Je steiler die Muschel steht, desto leichter sinkt das Ei nach den vorderen Enden der Kiemengänge. Horizontale Stellung der Muschel giebt den Interlamellarräumen renkrechte Richtung und begünstigt dann für diese Wege ein Vordringen der Eier. Die Stellungen der Muschel alterniren beim Weiterkriechen und geben dadurch dem Ei abwechselnd Anstoß zum Weiterkugeln. Außer der Reibung auf den jeweiligen Flächen hat das specifische Übergewicht des Eies noch den entgegenwirkenden Respirationsstrom, der mit der Größe der Muschel wächst, zu überwinden.

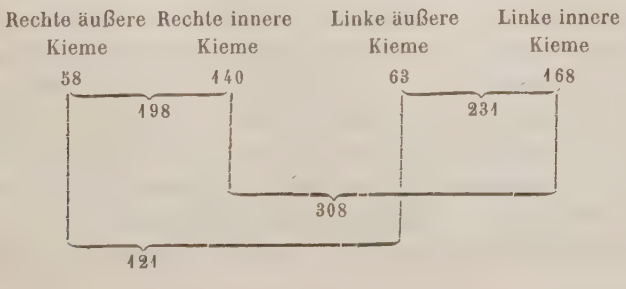
Zuweilen wird dieser Strom willkürlich durch raschen Schluss der Schalen bedeutend verstärkt, hauptsächlich beim Ausstoßen etwaiger Fremdkörper. In solchem Falle verschließt sich die Kloake, damit alles Wasser in den Respirationsgängen anstaut und nur noch ein Zufluss des Respirationswassers stattfindet. Durch das hieraus resultirende Plus an Wasser innerhalb der Kiemen werden diese beträchtlich ausgeweitet. Dieses Stadium ist der günstigste Augenblick zum weiteren Vordringen eines in die Kiemenhöhle abgelegten Eies. Solcher Staungsphase der Muschel folgt ein energischer Ruck mit den Schalen, vielleicht kontrahiren sich auch die Kiemen selbst etwas mit, und durch die jetzt geöffnete Kloake werden Fremdkörper und Schleimmassen in kräftigem Strome ausgestoßen.

Leider müssen wir uns mit der bloßen Betrachtung dieser wechselnden Verhältnisse, denen das Ei auf dem Wege nach dem Orte seiner Weiterentwicklung ausgesetzt ist, begnügen; denn unserem Auge ist es nicht möglich, das Schicksal des Eies auf den Wegen in der Muschel zu verfolgen.

Nach Noll's (4 Angaben sind die inneren Kiemen ungleich stärker als die äußeren mit Eiern besetzt. Auf Grund einer Statistik von 114 Muscheln an Unionen und Anodonten vorgenommen, kann ich dieses Verhältnis nur bestätigen. Aus folgenden Tabellen ist das von mir konstatirte Verhältnis ersichtlich.

			Zahl der Eier und Embryonen in den inneren Kiemen:	in den äußeren Kiemen:
20. April	24	Muscheln	210	94
10. Mai	36	»	370	192
15. »	25	»	228	110
21. »	29	»	308	120
	114	»	1116 Eier u. Embr.	516 Eier u. Embr.

Die am 21. Mai untersuchten Muscheln wurden auf das Zahlenverhältnis der Eier zwischen rechten und linken Kiemen geprüft.



Die Differenz zwischen rechts und links 231 : 198 ist keine nennenswerthe, denn eine einzige Muschel kann sie unter Umständen ausgleichen; dagegen ist das Zahlenverhältnis zwischen den Eiern in den inneren Kiemen zu dem der äußeren ein sehr auffallend großes, durchschnittlich größer, als 2 : 1.

Noll (4) war der Ansicht, es sei in dieser Vertheilung der Bitterlingseier eine weise Einrichtung der Natur getroffen, da die äußeren Kiemen als Träger der Muschelembryonen bestimmt seien. Obige Statistik nahm ich dagegen nur an Muscheln, deren äußere Kiemen wegsam und frei von Muschelembryonen waren, vor. Selten trugen Anodonta cellensis und piscinalis noch gegen Mitte April ihre Embryonen in den Kiemen, und bei Unio pictorum wurden sie erst zu Anfang Juni besetzt. Meine statistischen Untersuchungen waren also zur günstigsten Zeit vorgenommen.

Den Grund zahlreicherer Ansiedlung der Bitterlingseier in den inneren Kiemen erblicke ich einzig in dem anatomischen Bau der Muschel. Die inneren Kiemengänge sind schon durch ihre mediane Lage geeignet, das durch die Kloake einfallende Ei leichter aufzunehmen, als die lateral gelegenen äußeren Kiemengänge. Außerdem nehmen letztere Gänge schon in der Insertionsgegend des hinteren Schließmuskels röhrenförmigen Ursprung und treten in einem etwas dorsolateralen Bogen von der Kiemenhöhle ab. Diese Eingangsstelle verfehlt das Bitterlingsei sehr leicht, in welchem Falle es in der Kiemenhöhle weiter rollt und sonach in die inneren Kiemengänge gelangt.

Von dem hinteren Schließmuskel tritt eine Bindegewebslamelle ab, welche den vorderen und oberen Theil der Kiemenhöhle überdacht und sich in die Wand der Kiemengänge fortsetzt. Die Kiemenhöhle verjüngt sich hierdurch konisch nach ihrem vorderen Abschnitt, der sich gabelig in die beiden inneren Kiemengänge spaltet. Das Ei wird daher wie in einem Trichter von den Wänden der Kiemenhöhle nach den Mündungen der inneren Kiemengänge gelenkt.

Die Septen zwischen den Interlamellarräumen treten bis an die Basis der Kiemengänge heran, so dass das Ei successive über deren vorspringende Enden wie über die Sprossen einer entsprechend gestellten Leiter kugelt. Setzt es sich zwischen zwei Septen fest, dann ist es bei ganz geringem Vorrücken geborgen. Oft auch gelangt es bis an das blinde Ende der Interlamellarräume. Die zu hinterst gelegenen Interlamellarräume und besonders diejenigen, welche aus der Kiemenhöhle direkt entspringen, finden mehr Gelegenheit Eier aufzunehmen, da die Einwanderung von der Kloake aus geschieht.

Im Einklang hiermit steht der Befund: die ersten in die Kiemen-

höhle direkt einmündenden Interlamellarräume sind oft mit Eiern so vollgepfropft, dass kein weiteres mehr Platz fände. Spärlicher erweisen sich die mittleren Abschnitte der Kiemenblätter mit Eiern besetzt, noch seltener treten sie in den vordersten Interlamellarräumen auf. Als weiterer Faktor für das Zustandekommen dieses Verhältnisses kommt noch die Steigung der Kiemengänge in dem vorderen, nach oben konvexen Bogen hinzu.

4. Das reife Ei

wurde solchen Bitterlingsweibchen, deren Legeröhre die größte Ausdehnung angenommen hatte, durch Druck auf die Leibeswand entnommen. Schon durch leichtes Pressen auf den Körper treten in vollständig ausgestülpte Röhren eins, zwei bis höchstens drei Eier ein, die derart elastisch sind, dass sie, dem Lumen der Röhre sich anschmiegend, Cylinderform annehmen. Die Cylinder sind zweimal so lang, als der Eidurchmesser und an ihren Enden vollkommen abgerundet. Mit den Eiern passiren gleichzeitig Schleimmassen, das Produkt einer Anhangsdrüse des Geschlechtsapparates, die Röhre. Nach dem Austritt des Eies haften diese Massen häufig dem Ei in mehr oder minder großen Hüllen an.

Das ausgestoßene Ei hatte schon nach drei Sekunden seine ellipsoide Gestalt angenommen, selbst wenn es stundenlang in der Röhre eines abgetödteten Bitterlings stak. Das zuletzt austretende Ende des Eies wird zum abanimalen Pole, der direkt nach dem Verlassen der Röhre durch seine mehr weiße und trübere Farbe sich auszeichnet. Der übrige Eikörper ist gleichmäßig orange- bis citronengelb, trüb und undurchsichtig.

In Wasser sinkt das Ei rasch zu Boden und rollt leicht weiter, ohne irgendwie an Gegenständen anzukleben. Seine Längsachse beträgt 2,35—2,65 mm, die Querachse 1,06—1,47 mm.

Außer den schleimigen Anhangsmassen des Eies sind nur Dotterhaut und Dotter zu unterscheiden. Die strukturlose außerordentlich dünne Dotterhaut ist ihrem Inhalt eng angeschmiegt.

In Wasser kontrahirt sich der Dotter des unbefruchteten Eies sehr bald, eine Erscheinung, die viele Autoren an anderen Fischeiern beschrieben haben. An verschiedenen Stellen, besonders an den Polenden tritt die Dotteroberfläche von der Eihülle in unregelmäßigen Einsenkungen zurück, die entstandenen Räume konfluiren und breiten sich über die ganze Dotteroberfläche aus, so dass vollständige Trennung zwischen Dotter und Eihülle entsteht. Etwa vier Minuten nach der Befruchtung haben sich alle Unebenheiten des Dotters ausgeglichen,

seine Gestalt nähert sich jetzt mehr der Kugelform. Mit der Bildung des Eiraumes beginnt gleichzeitig die Koncentration des Plasmas am Keimpole ohne vorhergegangene Befruchtung, wie es Hoffmann (18 an einigen pelagischen Fischen konstatirte, Lereboullet (19, p. 122) bei Esox lucius und Perca fluviatilis. Für das Forellenei macht letzter Autor die gegentheilige Angabe: es bedürfe des Spermas zur Sonderung in Keim und Nahrungsdotter, widersprechend den Angaben Öllacher's (21, p. 4) über das Forellenei. Kupffer (16, p. 180 sagt: »Das Ei des Herings (Strömlings) zeigt in dem Moment, wo es ins Wasser gelangt, noch keine Spur eines Keimes oder überhaupt einer Sonderung von Bildungs- und Nahrungsdotter. Es behält diese im vorhergehenden Abschnitt geschilderte Beschaffenheit im Wasser bei, wenn jede Imprägnation des Wassers durch Sperma vermieden wird.« Für eine größere Anzahl Knochenfische spricht Ranson (17) die Einwirkung des Spermas nicht an, um eine Sonderung in Keim und Dotter zu veranlassen, denn Wasser allein genügt. Seine Beobachtungen erstrecken sich auf: Gastrosteus aculeatus, Perca fluviatilis, Acerina cernua, Gottus gobio und pungitius, Gobio fluviatilis, Leuciscus Phoxinus, Leuciscus Cephalus, Thymallus vulgaris, Salmo salar, Salmo fario. Bei Gastrosteus fand Ranson jedoch, dass Wasser allein nicht zur Bildung des Keimes genügt. Von Kowalevski (14, p. 6) sah an Carassius auratus, Polycanthus viridiauratus die Koncentration des Keimes ohne vorherige Befruchtung.

von Baer (22, p. 4) sagt: »Der Keim ist vor dem Austritt schon vorhanden.« In wie fern dieser Ausspruch auf das Bitterlingsei bezogen werden kann, werde ich weiter unten besprechen, vorläufig wollte ich noch Einiges über das Reifen dieses Eies anführen.

5. Das Ovarialei.

Die Laichzeit des Bitterlings erstreckt sich auf etwa drei Monate: von Mitte April bis Mitte Juli. Man findet daher zu dieser Zeit alle Entwicklungsstadien in der Schnittserie eines Ovariums, vom Keimfleck bis zur Reife. Um den Keimfleck lagert sich peripher Protoplasma, das allmählich bis zu einer gewissen Schicht anwächst. Um das Plasma ist eine einfache dünne Hülle Plattenepithels, die Theca folliculi gelagert. Hat die Plasmaschicht eine größere Mächtigkeit erlangt, dann treten nach weiterem Wachsthum abgerundete Dotterschollen von wechselnder Größe in der peripheren Zone auf. Durch immer größere Anhäufung werden die inneren Dotterschichten dem central liegenden Keimfleck näher geschoben. Auf Querschnitten durch die Mitte eines Eies ist die radiäre Anordnung der Dotterschollen schärfer ausgeprägt, als die cir-

kuläre. Central findet sich noch dotterfreies Plasma, das sich peripher in ein Gerüst aus Plasmasträngen auflöst, in welches die Dotterschollen eingelagert sind. Gegen Ende der Eireife macht sich eine Strömung des Plasmas nach der Peripherie geltend, central häuft sich fast nur Dotter an, die Plasmastränge sind nach der Peripherie mächtiger geworden, und zuletzt hat sich eine Schicht reinen Protoplasmas zwischen Eihaut und Dotter gelagert, dessen Fortsätze jetzt in umgekehrter Richtung nach dem Centrum des Eies verlaufen. Diese Plasmalage entspricht der Rindenschicht der Autoren. Die Sonderung resp. Koncentration des Plasmas zur Anlage eines Keimes konnte ich nicht beobachten. Wurden die Eier jedoch durch Druck auf den Leib des Fisches in die Legeröhre gebracht, so ließ sich Ansammlung des Bildungsdotters an einem Pole auf Schnittserien konstatiren. Bei der Anfertigung solcher Serien konservirte ich zugleich auch die Röhre. Das in dieser vorangehende Ende des mehr cylindrisch geformten Eies zeigt eine stärkere Ansammlung der peripheren Plasmaschicht, die an Mächtigkeit nach dem Äquator abnimmt und an dem proximal gelegenen Pole kaum zu erkennen ist. Das längere Verweilen des Eies in der Röhre und der Druck seitens ihrer Wände mögen wohl unter Umständen pathologische Erscheinungen an demselben verursachen, aber bei allen derart untersuchten Eiern fand ich obige Angaben bestätigt. Thatsache ist, dass das Ei nach dem Verlassen der Röhre in seiner jetzt elliptischen Gestalt die Pole an den Stellen beibehält, welche denen innerhalb der Röhre entsprechen. Die Koncentration des Plasmas erfolgt, gleichviel ob Sperma einwirkt oder nicht, sobald das Ei in Wasser gelangt. Nach diesen Veränderungen konnte ich sehr oft die Mikropyle erkennen. Sie hat die Gestalt eines schüsselartig abgeflachten Trichters mit nach außen abgerundetem Rande; ihre innere Öffnung ist mit unregelmäßig angeordneten Längszacken umrandet. Der Querdurchmesser des Außenrandes beträgt 0,18 mm, die Tiefe 0,14 mm.

Vorgenommene Versuche, das Ei zu befruchten, missglückten. Lagen die Eier 24 Stunden unbefruchtet in Wasser, so verlor die Eihaut ihre Elasticität, mit breiter Basis schmiegte sie sich ihrer Unterlage an, und der Inhalt erwies sich dünnbreiig. Eier von solcher Beschaffenheit fanden sich zuweilen in der Kiemenhöhle, seltener in den Kiemengängen und Interlamellarräumen. Auf diese Weise ihrem Zerfall entgegengegangene Eier können leichter als elastisch runde von der Muschel ausgeworfen werden und gefährden dann nicht weiter ihre Nachbarn durch allenfallsige Infektion, was bei Fischeiern im Freien bekanntlich häufig geschieht.

6. Absetzung des Samens in die Muschel.

Den Akt des Samenergusses habe ich am 5. Juni zum ersten Mal in einem Gartenbassin des zoologischen Institutes zu Erlangen beobachtet. Als ich den daselbst eingesetzten Bitterlingen fünf Unionen beifügte, scharten sich besonders die Bitterlingsmännchen um dieselben. Sie zeigten, ganz gegen ihr sonstiges Benehmen, kaum Scheu und kehrten nach dem Verjagen sofort zu den Muscheln zurück, sie umkreisend, mit den Köpfchen gegen sie anstoßend und durch manirliches Beschauen und Beschnuppern die Öffnungen des Schalenrandes prüfend. Besonderen Gefallen schienen sie an der Wasserströmung des Athemsiphons, der hauptsächlich Attraktionspunkt war, zu finden.

Die Weibchen verhielten sich gleichgültiger, schienen jedoch in behaglicher Ruhe gern das Wasser an der Kloake über ihren Nasenrücken streichen zu lassen. Mit der Zeit bemächtigte sich der Männchen eine immer lebhaftere Erregung, sie schossen in kurzen abgebrochenen Bogen an der Muschel vorbei, um dann von Neuem ihre Untersuchungen an den Öffnungen des Schalenrandes anzustellen. Bald nahm das Liebesspiel einen unverkennbaren Charakter an, das Hochzeitskleid der Männchen strahlte in immer prächtiger werdenden Farben, bei ihrem manirlichen Schwimmspiel versuchten sie mit der Bauchkante möglichst nahe gegen den Athemschlitz der Muschel zu streichen. Langsam schwimmend nahmen sie die Lage der zur Seite gekippten Muschel ein, machten dann tetanisch zitternde Bewegungen und schossen einen Moment später in kurzem Bogen weiter, um sofort wieder an den Lieblingsort zurückzukehren. In Zwischenräumen von etwa 10 Sekunden wiederholte sich dieser Vorgang, bis dann allmählich das Interesse für die Muschel schwand. Kontrollversuche bestätigten dieses Minnespiel zur Genüge.

Meine Vermuthung, dass es sich hier um den Akt des Samenergusses handele, wurde durch mikroskopischen Nachweis zahlloser Bitterlings-Spermatozoen in der Muschel bestätigt. 14 Tage vorher hatte ich diese Muscheln in einem Wasserbecken isolirt, so dass eine anderweitige Besamung ausgeschlossen war. Muschelsperma konnte allenfalls vorhanden sein, aber Vergleichsuntersuchungen entschieden für die Natur der Bitterlingsspermatozoen.

7. Eindringen des Spermas in die Respirationswege der Muschel.

Das Ei wird mittels Legeröhre noch unbefruchtet in die Muschel abgelegt; eine Befruchtung vorher ist nicht denkbar, und muss sie sich daher in der Muschel vollziehen. Die Strömungen des Wassers inner-

halb der Mantelhöhle und der Kiemen zwingen zur Annahme, das Sperma müsse an dem Athemsipho eindringen, was ja auch mit der Beobachtung laichender Bitterlingsmännchen im Einklang steht. Spermatozoen und Cilien des Muschelepithels gerathen mit einander in lebhaften Kampf, den man schön an abgehobenem Epithel unter dem Mikroskop verfolgen kann. Mit dem Kopf macht das Spermatozoon schnellende Eigenbewegungen nach allen Richtungen, als sei es angebunden und wolle sich entfernen. Zuweilen befreit es sich aus seiner Zwangslage, um bald darauf in den gleichen Kampf an einer anderen Stelle des Epithels zu gerathen. Entschieden sind peitschende Bewegungen des Samenfadens und Verschlingungen mit den Cilien Ursache dieser Erscheinung. Vor allen Dingen sehen wir aber, dass das Sperma nicht gleich anderen eindringenden Körperchen der geregelten Stromrichtung folgen muss, um schließlich der Muschel noch als Nahrung zu dienen oder sie zwecklos zu verlassen.

Könnte ferner das Sperma ausnahmslos von dem in das Innere der Kieme dringenden Wasser abfiltrirt werden, so wäre eine Befruchtung des Bitterlingeies ausgeschlossen. Eine Zugangsstelle zu dem Ei ist einzig und allein durch die respiratorischen Kanäle geboten und durch ihre Eigenbewegung wird den Spermatozoen ein Passiren dieser Wege garantirt. In den Interlamellarräumen und Kiemengängen der Muschel fand ich das Cilienkleid mit zahlreichen Spermatozoen besetzt, es spielt sich dort dieselbe Erscheinung wie auf der Kiemenoberfläche ab.

Das Haften der Spermatozoen an den Cilien ermöglicht ihnen ein langes Verweilen in den Kiemen; fiele diese Einrichtung weg, dann wäre in kurzer Zeit die Muschel von Sperma gereinigt, es müsste mit dem verbrauchten Wasser durch die Kloake auswandern. Durch öftere Samenzufuhr besiedeln die Spermatozoen die Muschelkieme derart, dass ein hinzukommendes Ei die denkbar günstigste Befruchtungsgelegenheit findet.

Während das Sperma hauptsächlich der Richtung des cirkulirenden Wassers folgt, schlägt das Ei den entgegengesetzten Weg ein, es läuft, wie oben erwähnt, gegen den Strom. Beide, Ei und Samen, begegnen sich in den Wegen des Kiemenapparates, an welchem Orte die Befruchtung des Eies und die Entwicklung des Bitterlings vor sich geht.

8. Die Eifurchung.

Leider war es mir nicht möglich, die Furchungsvorgänge zu verfolgen; das Rhodeusei zeigt allgemein so trüben Inhalt, dass eine Diffe-

renzirung des Keimes am lebenden Ei nicht zu erkennen ist. Ich muss mich daher in diesem Kapitel auf die bloße Beobachtung an konservirten Keimscheiben und deren mikroskopischen Schnitten beschränken. Die Eier wurden 3 Minuten in einer 3 %igen wässerigen Salpetersäurelösung konservirt, dann in 5%iger Alaunlösung und zuletzt in Wasser ausgewaschen. Der Dotter wurde durch Anstechen der Eihülle entfernt, weil er beim Schneiden zerbröckelte und vollständige Schnittserien desshalb nicht hergestellt werden konnten, zumal auch die Dottersplitter die Keimanlage störend überdeckten. Zur Untersuchung in toto hellte ich die Keimscheiben mit Glycerinalkohol auf, oder führte sie nach schwacher Färbung in Toluol und Kanadabalsam über.

Zur mikroskopischen Untersuchung wurden sie mit Boraxkarmin gefärbt und in Paraffineinbettung geschnitten. Ältere Embryonen und Organe des ausgewachsenen Fisches färbten sich am besten in Platinchlorid-Osmiumessigsäurelösung und Reduktion mit Holzessig. Schnitte von 0,01 bis 0,02 mm Dicke zeigten klare Bilder mit scharfen Zellkontouren und kräftiger Kernfärbung.

Die Bildung zweier Furchungssegmente beginnt mit einem seichten Einschnitt auf der Peripherie des Keimhügels, der fast genau durch die Mitte des Keimes einen Meridianbogen beschreibt; nur ein Bruchtheil des Keimhügels wird durchfurcht. Die beiden Segmente differiren etwas in ihrer Größe, mitunter fand ich den Unterschied ziemlich beträchtlich.

Die zweite Furche legt sich senkrecht zur vorhergehenden und geht genau durch die Mitte beider Segmente, so dass wir deren jetzt vier unterscheiden können: zwei größere und zwei etwas kleinere. Auch während der folgenden Stadien macht sich dieser Größenunterschied und demgemäß schon mit der Anlage zweier Segmente ein bilateral-symmetrischer Bauplan geltend. Dieser Deutung glaube ich sicher zu sein. Parallel zur ersten treten in gleichen Abständen von der Mitte zwei neue Furchen hinzu, so dass acht Segmente entstehen. Ich schließe dies aus den Größenverhältnissen der Zwei- und Viertheilung und aus Übergangsstadien der Viertheilung in die Achttheilung. Senkrecht zu den beiden letzten Furchen legen sich wieder zwei an; und haben sich nun sechzehn in einer Ebene liegende Segmente gebildet.

Die Größendifferenz tritt auch jetzt noch deutlich auf; in dieser Hinsicht zeigt Rhodeus eine vollkommene Übereinstimmung mit der Beschreibung, wie sie Janosik (13) von Crenilabrus rostratus, Crenilabrus pavo und Tinca vulgaris giebt.

Die folgenden Furchungsstadien konnte ich nur an Schnitten untersuchen, will jedoch nicht die Furchung besprechen, sondern die

Strömungen des Plasmas aus dem Nahrungsdotter nach dem Keimhügel näher beschreiben. Durch alle Theilungsstadien lässt sich ein starker Zufluss des Protoplasmas aus dem Dotter nach dem Keim konstatiren. Schon nach Anlage des Keimhügels vor der Zweitheilung ist die Rindenschicht des Protoplasmas geschwunden, nur in Spuren findet es sich noch an manchen Stellen der Peripherie, besonders nahe dem Rande des Keimhügels. Das Plasmagerüst ist auf den ganzen Nahrungsdotter vertheilt, nicht aber an allen Stellen gleichmäßig. Peripher und am Gegenpol tritt der Nahrungsdotter in fast homogener Masse auf, die Schollen sind daselbst sehr groß und scharfkantig geklüftet; nur hier und da schließen sie feine Protoplasmazüge zwischen sich. Mehr central und hauptsächlich nach dem Keimlager zu besteht ein Gerüst aus Protoplasma, in das die Dotterschollen eingelagert sind. Je reichlicher das Protoplasma an einer Stelle auftritt, desto dicker sind seine Stränge, desto kleiner und abgerundeter die eingelagerten Dotterschollen.

Alle Plasmastränge sind innerhalb des Dotters zu einem oder mehreren Stromgebieten vereinigt; der Endpunkt eines jeden Gebietes ist der Zellkern eines Furchungssegmentes. In den einschichtigen Furchungsstadien bestehen innerhalb des Dotters eben so viele protoplasmatische Stromgebiete, als Zellkerne im Keim vorhanden sind, und jedes derselben besteht aus wurzelartig verzweigten Protoplasmasträngen. In der Tiefe anastomosiren die Plasmastränge der einzelnen Stromgebiete, doch machen diese Verbindungen den Eindruck, als seien sie in der Trennung begriffen, denn sie verjüngen sich in der gedachten Scheidewand, die mit der jeweiligen Furchungsebene des Keimes zusammenfällt; andere Stränge wieder lassen auf früheren Zusammenhang schließen. Am schönsten sieht man alle diese Verhältnisse zwischen den der Furche zunächst liegenden Dottertheilen. Querschnitte geben das Bild, als hätte sich das Plasmagerüst von der Tiefe her durch zwei Strömungen nach rechts und links gesondert und Dotterschollen wären nach der Peripherie der Furche entgegengesteuert. Durch die angegebene Gruppirung des zuströmenden Plasmas erfährt jedes Segment einseitiges Wachsthum nach der Tiefe, und eine sich peripher verjüngende Scheidewand aus Dotterstücken ist zwischen den Segmenten aufgethürmt. Die Furche kann desshalb schon Dotterschollen berühren, wenn sie an Tiefe einen Bruchtheil des größten Höhendurchmessers der Segmente erreicht hat. An anderen Schnittserien desselben Furchungsstadiums sieht man noch deutliches Gepräge dieser Dotteranordnung, aber die Plasmastränge haben veränderte Stellung angenommen und der vermehrte Zufluss markirt sich an ganz bestimmten,

aber anderen Stellen. Durchsucht man in diesem Falle die Serie auf das Vorhandensein von Kernen, dann findet man, dass die Kerntheilung für das nächste Furchungsstadium bereits abgelaufen ist. Sobald sich die Theilungsprodukte des ursprünglichen Kernes von einander entfernen, wechseln die Punkte stärkster Zuströmung des Protoplasmas Ort und Zahl, schon ehe sich die Furche peripher angelegt hat. Physiologisch ist mit der Kerntheilung die Grenze der neuen Segmente schon bis tief in den Dotter entschieden. An dem Bitterlingsei sind alle diese Verhältnisse sehr schön zu erkennen. Greifen wir ein Bild aus der Achttheilung heraus, den Schnitt so gelegt, dass er der Länge nach durch die Mitte von vier Segmenten geht, dann erkennt man noch deutlich den Typus der Viertheilung. Die über Zweitheilung gegebene Beschreibung passt auf das Bild, nur findet sich in diesem Falle auf der Schnittfläche statt zweier ein System aus vier Furchungssegmenten. Vor der letzten Kerntheilung hätte dieser Schnitt nur zwei Segmente getroffen. Das Bild der vier jetzt getroffenen Furchungszellen zeigt in seinem Habitus mehr oder weniger die Verhältnisse der zwei entsprechenden Segmente vor dieser Achttheilung.

Die Lagerungsverhältnisse des mehr fixirten Dotters verleihen dem Plasma auf eine gewisse Dauer das einmal angenommene Gepräge; in ihn greifen die Stellen, welche stärkste Wachsthumszunahme vor der Achttheilung erfuhren, tiefer ein, und versiegte hier der Zufluss des Plasmas. Entsprechend der Lagerung der neuen Kerne sieht man an anderen Punkten jetzt stärkeren Zufluss des Bildungsplasmas, ganz in derselben Weise, wie wir dies bei der Zweitheilung beobachtet haben. Finden sich noch Plasmastränge zwischen dem Nahrungsdotter an den Stellen, wo jetzt der Zufluss versiegte, so erkennt man an ihrem Verlauf ein Abströmen von der ursprünglichen Richtung und ein Zuströmen nach den neugebildeten Kernen.

Offenbar sind diese Strömungen zu vergleichen mit der sogenannten Dotterstrahlung bei Eiern, welche ihren Richtungskörper ausstoßen, oder überhaupt bei sich theilenden Zellen.

9. Die Embryonalformen des Bitterlings in der Muschelkieme.

Von einer Beschreibung der Keimblätteranlage und der einzelnen Organe nehme ich hier Abstand, weil eine große Anzahl diesbezüglicher Arbeiten über Knochenfische, denen ich nichts Nennenswerthes hinzufügen könnte, vorliegt. Einige Notizen über Gastrulation des Bitterlings machte Ziegler (20).

Da ich in der Litteratur keinerlei Aufzeichnungen über die eigenthümlichen Formen, welche der Dotter des Bitterlings während seiner

Entwicklung annimmt, fand, erscheint mir eine diesbezügliche Beschreibung geboten. Der Embryo des Bitterlings wird selbst nach Anlage aller Urwirbel von der Dottermasse um mehr als das Zehnfache übertroffen. Diese aber hat nicht nur wie bei den übrigen Fischen nutritive Bedeutung, sondern der Dotter gestaltet sich zu einem Haft- und Schutzorgan um, das sich höchst merkwürdig den Verhältnissen in der Muschelkieme anpasst.

In Fig. 1 bis 10 sind verschiedene Entwicklungsstadien, welche die wechselnden Gestalten des Dotters veranschaulichen, abgebildet. Über das Alter dieser Stadien kann ich leider nur ungenaue und relative Bestimmungen anführen.

Am 25. April fand ich in Tümpeln bei Neumühle oberhalb Erlangen nahe der Regnitz die ersten Eier und Embryonen in den Stadien Fig. 1 bis 6. Später setzte ich Unio batavus daselbst ein und fand in deren Kiemen am fünften Tage eben solche Stadien vor. Am 10. Mai entdeckte ich zum ersten Mal Pigment in den Augen einiger Embryonen (Fig. 10), deren Alter also annähernd 20 Tage betragen dürfte. Sechs Tage später hatten die ersten Fischchen ihre Entwicklungsstätte verlassen und befanden sich in den Kiemengängen (Fig. 10 und 11).

Der Aufenthalt des Eies bis zum Entwicklungsstadium Fig. 11 beträgt demgemäß nahezu einen Monat.

Das Ei Fig. 1 ist noch ziemlich gleichförmig gerundet, Gehirn, Augenblasen und 16 Urwirbel des Embryo sind angelegt, die Gehörbläschen erkennt man kaum. Ein Längsschnitt durch den Embryo steht senkrecht zur Äquatorialebene, von welcher Richtung die Achse des Bitterlings nicht abweicht. Kopf und Schwanzende nähern sich höchstens bis zu einem Winkel von 140°. Nur bisweilen ist in den Stadien Fig. 4, 5 und 6 das Schwanzende ein wenig zur Seite abgelenkt, was an die Lagerungsverhältnisse anderer Knochenfische, bei welchen sich das Schwanzende spiralig von der Meridianebene abbiegt, erinnert.

In Fig. 2 prominirt der Embryo schwach über die Peripherie des Eies, sämmtliche Urwirbel sind vorhanden, die Gehörbläschen werden sichtbar. Der Dotter nimmt einen seichten Eindruck längs des Embryo, besonders stark um das Kopfende, an; letzteres und die Schwanzpartie beugen sich ventral, wodurch zwei Knickungen entstehen. Gegen die Schwanzbeuge spitzt sich der Dotter zu; diese Stelle entspricht etwa dem animalen Pole. Den größten Durchmesser hat jetzt der Dotter äquatorial in der Höhe der Kopfknickung durch eine buckelige bis kantige Anschwellung (Fig. 3 und 4 *a*). Im Stadium Fig. 3 prägt sich dann die Kopfknickung stärker aus und der Rumpf nimmt gerade Streckung an, wobei sich eine dritte Knickung nahe der Schwanzbeuge

ausbildet, um die sich ebenfalls eine halbkreisförmige Dotterwulst (Fig. 4 *b*) anlegt, die alsbald bei der Weiterentwicklung sich verjüngt und mit der Streckung des Schwanzendes Fig. 5 und 6 vollständig schwindet. Von jetzt ab hat sich der Dotter nach hinten konisch zugespitzt und behält diese Form bis zur Resorption bei. Der Dotterabschnitt der Kopfregion vor der ringförmigen äquatorialen Wulst hat die Gestalt eines flachen Kegels, nach dessen Spitze hin das Kopfende des Embryo immer weiter vorrückt, bis endlich (Fig 8 bis 11) der vordere Theil des Dotters vom Kopfe überragt wird. Inzwischen beugt sich der Rumpf des Embryo konvex gegen den Dotter, wodurch sich rechts und links zwei Längswülste an letzterem ausbilden. An den vier Knotenpunkten, in denen sich die ringförmigen Dotterwülste und die meridionalen Längswälle schneiden, entstehen Höcker (Fig. 4 *aa*, *bb*), die beiden hinteren schwinden bald wieder, während die vorderen (Fig. 6 *cc*) immer stärker anwachsen und den folgenden Entwicklungsstadien ein eigenartiges Gepräge verleihen. Die noch bleibende und stärker anwachsende vordere Ringwulst (Fig. 7 *d*) stellt nunmehr einen Gürtel dar, der in die Dotterhöcker (*c*) ohne Grenze übergeht. Mit der konischen Verjüngung des hintersten Dotterabschnittes und der weiteren Differenzirung des Gürtels und der Höcker nimmt der ganze Embryo eine außerordentlich zierliche Gestalt an, die sich mit einem Anker vergleichen lässt, in dessen Längsachse der Embryo mit der Hauptmasse des Dotters liegt. Die Ankerarme denke man sich so nach der Seite gebogen, dass sie dem Gürtel und ihre Angeln den Dotterhöckern entsprechen. Das vordere kegelförmige Dotterende rundet sich kuppenförmig ab (Fig. 7 bis 9), seine Oberfläche geht an der Basis in eine seichte Rinne über, welche sich in die vordere Fläche des Gürtels ohne Grenze fortsetzt. Nach hinten und außen schärft sich der Dottergürtel zu einer Kante zu, die sich bis zu den etwas abgerundeten Höckern erstreckt und erst nach vollständiger Resorption des Dotters schwindet; im Stadium Fig. 11 *a* ist diese kantige Dotterprominenz noch scharf ausgeprägt. Die Höcker liegen in den Stadien Fig. 5 und 6 dem Embryo nahezu an, nach und nach strecken sich ihre Spitzen und divergiren (Fig. 8), sich mehr und mehr der Ankerform nähernd. Medial fallen sie steil ab und laufen nach vorn und hinten in den flachen Dotterwall, der beiderseits an die Wolf'sche Leiste grenzt, aus. Vom Stadium Fig. 6 an beginnt sich das Kopfende zu strecken, seine Knickung senkt sich gegen den Dotter ein und die Höcker erheben sich dadurch beträchtlich. In diesem mechanischen Vorgang allein ist jedoch nicht die Ausbildung der Höcker zu erblicken, sie beruht sehr wesentlich auf einem positiven Wachsthum. Auf Schnittserien erweist

sich an den Höckerspitzen das Epithel beträchtlich stärker, als auf der allgemeinen Dotteroberfläche; auf den Höckerspitzen und der Kante des Gürtels erlangen die kubisch bis cylindrischen Epithelzellen fünffache Größe und sind geschichtet, wodurch die Dotterprominenzen bedeutend an Dimension gewinnen.

In Fig. 8 und 9 überragt das Kopfende den vorderen Dottertheil, Pigmentzellen treten in den Augen und auf der äußeren Haut auf und die Extremitäten differenziren sich immer mehr, während die Kiemen noch nicht durch einen Deckel geschützt sind. Die Resorption des Dotters schreitet in gleichem Maße mit dem Wachsthum des Fischchens fort. Bei Fig. 10 hat sich der Schultergürtel bereits ventral durch eine Hautbrücke geschlossen und im Stadium Fig. 11 sind schon aktive Bewegungen der Brustflosse zu erkennen. In diesem Alter verlassen die meisten Embryonen die Muschel.

10. Lage des Bitterlingsembryo in der Muschelkieme.

Alle von mir in den Muschelkiemen vorgefundenen Embryonen lagen ausnahmslos mit dem Kopfende nach dem freien Rande der Kieme, während sich das Schwanzende dem Kiemengang zukehrte. Schon bei Beginn der Entwicklung hat das Ei eine ganz bestimmte Lage in der Kieme. Hebt man nach vorhergegangener Konservirung eine Kiemenlamelle vorsichtig ab, dann findet man den Keimpol des Eies nach dem Kiemengang gerichtet. Geringe Abweichungen dieser Lage kamen wohl vor, doch nie bis zu dem Grade, dass der Gegenpol diese Lage eingenommen hätte. Ob diese Erscheinung aus dem specifischen Gewichtsverhältnis zwischen Bildungs- und Nahrungsdotter resultirt, wage ich nicht zu entscheiden, obgleich ich keine andere Ursache vermuthe. Das Kopfende des Embryo rückt immer näher gegen das nach unten gelegene Dotterende vor (Fig. 12 *a*), in entgegengesetzter meridionaler Richtung umwächst das Schwanzende einen Theil des Dotters und löst sich sehr frühzeitig ab, schon ehe es das Stadium in Fig. 7 erreicht hat, um sich in dem Interlamellarraum nach oben zu strecken (Fig. 12 *b*, *c*, *d*). Das Vorschreiten der Schwanzanlage auf dem Dotter und deren späteres gerades Längenwachsthum geht wesentlich rascher, als das eben beschriebene Vorrücken der Kopfanlage. Das Bitterlingsei verhält sich in dieser Hinsicht anders, als die von Kupffer (27) und List beobachteten Fischeier. Von dem Labridenei sagt List (26, p. 620) in Übereinstimmung früherer Angaben Kupffer's: »Die Kopfanlage des Embryonalwulstes liegt am oberen Dotterpol und überschreitet denselben auch nicht.« Dass bei dem Bitterlingsei ein Vorrücken der Kopfanlage stattfindet, geht unzweideutig aus dem Vergleich

der Stadien in Fig. 1 bis 11 hervor, deren scharf markirte Dotterformen sichere Anhaltspunkte dafür bieten.

Fig. 12 stellt eine mit vier Rohdousembryonen besetzte Muschelkieme dar. Die eine Kiemenlamelle wurde abgehoben, so dass die Septen (S) im Längsschnitt und die Interlamellarräume als Rinnen erscheinen, in denen die Embryonen in ihrer natürlichen Lage veranschaulicht sind; *e* und *f* sind Lager, aus welchen Ei und Embryo herausgenommen sind. Die Wände der Interlamellarräume liegen allseitig den Eiern resp. Embryonen dicht an, und nur an dem Kopf und Schwanzende bilden sie einen Anfangs engen Kanal, der, sich erweiternd, als eigentlicher noch intakter Interlamellarraum fortsetzt. In Fig. 12 wurde einem Interlamellarraum *e* ein Ei entnommen, die Lagerstätte weitete sich entsprechend der Form des Eies aus, Septen und Lamellenwände sind durch die Dehnung etwas verdünnt und die Reihen der respiratorischen Kanäle aus einander gewichen, besonders an den Stellen, welche die größte Dehnung in der Richtung der Septen erfuhren. Auf der Kiemenoberfläche sieht man den gelben Dotter durchscheinen, und an der Wölbung der Kiemenlamelle erkennt man äußerlich schon die Form des eingehüllten Embryo. Außer der allgemeinen Gestalt des Fig. 12 *f* entnommenen Embryo lässt sich noch der Eindruck, welchen der Dottergürtel als halbkreisförmige Rinne in der Lamelle hinterlassen hat, erkennen; das stumpfe Kopfende lag nach unten, wie es *a*, *b*, *c* und *d* aufweisen, das Schwanzende erstreckte sich bis nahe an den Kiemengang.

Diese beiden Endtheile haben immer dieselbe Lage, während die Stellung des Embryo um die Längsachse eine beliebige ist. Der Rücken kann lateral oder medial den Kiemenlamellen anliegen oder nach vorn oder hinten gegen die Septen angrenzen, je nach dem Meridian, in welchem ursprünglich der Embryonalstreif sich ausdehnte. Die einmal angenommene Richtung des Embryonalstreifens wird für die folgenden Entwicklungsstadien während des Aufenthaltes in den Interlamellarräumen fixirt. Die Ankerfortsätze des Dotters graben sich so scharf in die Kieme ein, dass eine Bewegung des Embryo in seiner Längs- oder Querachse geradezu unmöglich ist, nur das freie Schwanzende macht zuweilen von Stadium Fig. 7 an zitternde Bewegungen. Der Interlamellarabschnitt, welcher sich zur Lagerstätte des Embryo umgestaltet, erfährt außer der mechanischen Ausweitung keine wesentliche Veränderungen. Die an den Embryo resp. Dotter angrenzenden Wände bilden eine verdickte Epithelschicht, welche den Eiern und Embryonen so dicht anliegt, dass bei deren Herausnahme größere Epithelfetzen mitgerissen werden, und fiele es oft schwer, an mikro-

skopischen Schnitten die Grenze zwischen Embryo und dem Muschelepithel zu finden, wenn nicht die Zellen des letzteren sich durch ihre beträchtliche Größe kennzeichneten. Als eigentliche Verwachsung kann diese Verbindung nicht aufgefasst werden, es ist nur eine mechanische Verlöthung, die am innigsten während der Furchung und Gastrulation das Ei mit seinem Wirth verbindet. Ob in dieser Hinsicht dem Sekrete der Anhangsdrüse, das dem frisch ausgestoßenen Ei mehr oder weniger anhaftet, eine Bedeutung beizumessen ist, konnte ich nicht entscheiden.

An Gegenständen haftet das Bitterlingsei nicht fest, wie z. B. das Heringsei nach Kupffer's (16) Beobachtungen. In den späteren Entwicklungsstadien, nach Ausbildung der Ankerhaken und des Gürtels wird dem Bitterling der sichere Verbleib in der Kieme schon allein durch die geradezu wunderbaren Anpassungsgebilde des Dotters garantirt. Die Kante des Dottergürtels gräbt sich während ihrer Ausbildung immer tiefer in die Kieme ein und verhindert hauptsächlich eine Bewegung des Embryo nach dem Kiemengang. Die Ankerhöcker sind etwas nach hinten gerichtet und spreizen sich divergirend gegen die Wände der Lagerstätte, in welch letztere sie förmlich einwachsen. Mit der vorschreitenden Resorption des Nahrungsdotters schwinden diese Haftvorrichtungen und die Verbindung des Embryo wird immer lockerer. In Fig. 10 und 11 ist die Ankerform des Dotters vollständig geschwunden, die Fischchen machen lebhafte Bewegungen mit dem Schwanz, lockern dadurch die Verbindung mit der Kieme und rücken allmählich rückwärts nach dem Kiemengang. Das ausgeschlüpfte Fischchen (Fig. 11) hat nun die Gestalt eines Keiles angenommen, dessen Schneide, die Afterflosse, rechts und links gegen die Wände des Interlamellarraumes peitschend, den Weg nach dem Kiemengang findet. Ein Vordringen der Fischchen nach dem blinden Ende des Interlamellarraumes ist durch die Dicke des Kopfes ausgeschlossen.

Wenn nun zugleich die Brustflossen hin- und herschlagen, so wird die rückläufige Bewegung des Fischchens noch mehr befördert, so dass es endlich in den Kiemengang gelangt, wo es noch eine beliebige Zeit verweilt. Oft findet man in den Interlamellarräumen bedeutend ältere Stadien als in den Kiemengängen vor, in der Regel haben aber diese das Stadium Fig. 9 überschritten und nur ausnahmsweise sind noch jüngere Embryonen in den Kiemengängen zu finden. Ich vermuthe, dass solch jüngere Stadien von entwickelteren Fischchen, die mit ihnen denselben Interlamellarraum bewohnten, ausgeworfen wurden, denn vor dem 16. Mai fand ich niemals Embryonen in den Kiemengängen vor, erst zur Zeit reiferer Fischchen (Fig. 10 und 11) machte ich diese

Beobachtung. Befinden sich mehrere Embryonen in ein und demselben Interlamellarraum, dann sind die untersten, dem freien Kiemenrande zunächst gelegenen, die ältesten, sie reifen früher heran und finden als Hindernis zwischen ihrem Lager und dem Kiemengang ihre jüngeren Brüder, die sie wahrscheinlich durch die peitschenden Schwanzbewegungen aus ihrer Lagerstätte herauswirbeln. Oft finden sich in einem einzigen Kiemengang zehn und mehr herangereifte Fischchen, die alle mit den Köpfchen nach dessen vorderem, blinden Ende schauen. Da sie nach dieser Richtung hin die Muschel nicht verlassen können, verweilen sie noch längere Zeit in ihrem Wirth, der ihnen durch das Sekret der Epithelien wohl die erste Nahrung bieten dürfte. Nahrung anderer Formelemente ist ausgeschlossen, da die Kieme alles Athemwasser, wie eingehends angegeben, auf ihrer Oberfläche filtrirt. Die Lagerung mit den Köpfchen nach dem vorderen Ende des Kiemenganges resultirt aus der Stromrichtung des Athemwassers. Das den Interlamellarraum zuerst verlassende Schwanzende des Fischchens wird durch die Strömung des Wassers in der Muschel nach hinten gelenkt und bei dem vollständigen Verlassen des Interlamellarraumes schaut alsdann das Köpfchen in dem Kiemengang nach dem vorderen Ende. Hunderte dieser Fischchen prüfte ich auf ihre Lagerung, und fand stets bei solchen, deren Kopfende noch in dem Interlamellarraum stak, den übrigen Körpertheil in der angegebenen Richtung abgelenkt. Ob die Fischchen endlich durch Rückwärtsbewegung oder nach erfolgter Wendung des Körpers vorwärts schwimmend den Kiemengang verlassen, konnte ich nicht entscheiden.

11. Weiblicher Geschlechtsapparat des Bitterlings.

An dem weiblichen Geschlechtsapparat des Bitterlings treten als außergewöhnliche Gebilde neben Ovarium und Oviduct eine Anhangsdrüse (Fig. 13 *AA*) und die Legeröhre hinzu. Unter der Anhangsdrüse verstehe ich das Organ, welches v. Siebold (1, p. 118) und Brock (11, p. 567) irrthümlich als Harnblase ansahen. Genannte Autoren erwähnten auch den ausgesprochenen bilateralen Bau des unpaarigen Ovariums. Jedenfalls ist das unpaare Ovarium aus der Verschmelzung beider hervorgegangen. Das ganze Organ ist eine sackartige Bauchfellduplikatur, welche auf Ober- und Unterseite abgeplattet ist und auf der Innenfläche das Keimepithel trägt. Gegen die Leibeshöhle hin ist der Eierstocksack allseitig geschlossen und nur durch den Ausführungsgang der Legeröhre tritt der unpaarige, median gelegene Oviduct mit der Außenwelt in Verbindung.

Durch eine kurze, mediane Einschnürung in dem vorderen Ab-

schnitt läuft das Ovarium in zwei blind geschlossene Taschen aus. Die mediane Grenze markirt sich auf Ober- und Unterfläche des Ovariums als helle Linie, die frei von Follikeln ist, beiderseits aber von auffallend symmetrisch angeordneten Längslamellen eiertragender Follikeln begrenzt wird. In allen Ovarien finden sich zur Laichzeit Eier der verschiedensten Entwicklungsstadien bis zur Reife vor.

Die Keimepithel tragende Eierstockswand geht ohne Grenze in den geräumigen Eileiter über.

Die Eierstockswände sind außerordentlich dünn und zart gebaut. Auf der Außenfläche trägt das Ovarium Plattenepithel des Bauchfells mit zahlreichen Pigmentzellen. Die Innenfläche ist mit Keimepithel ausgestattet, das an manchen Stellen in einfaches Epithel kubischer Zellen übergeht. Zwischen Endothel- und Epithelschicht lagern sich spärliche Bindegewebszüge ein. Die Eifollikeln ordnen sich in Längslamellen an; das Eierstocksstroma ist nur spärlich angelegt, es besteht aus fibrillärem Bindegewebe und Gefäßen. Bei Chrom-Osmiumfärbung sind die spindelförmigen Bindegewebskerne in unregelmäßigen Längsreihen angeordnet deutlich zu erkennen.

Die Eier liegen in einer strukturlosen Membran, der Theca folliculi, welche bei vorgeschrittener Entwicklung zum großen Theil über das Stroma hervorspringt. An dem ganzen Ovarium vermochte ich keine Muskelelemente zu entdecken.

Der Eileiter zeigt keine Unterschiede gegenüber den keimepithelfreien Stellen des Ovariums, nur in seinem Endabschnitt nehmen die Epithelzellen Cylinderform an, das Bindegewebe tritt in der Wand mit beigemengten platten Muskelelementen reichlich auf. Das Lumen des Oviductes verengt sich erst bei dem Eintritt in den Ausführungsgang der Anhangsdrüse, der nach kurzem Verlauf in die Legeröhre mündet.

Die Anhangsdrüse liegt in dem Endabschnitt der Leibeshöhle und ist von Bauchfell überzogen. Sie besteht aus zwei, ca. 3 mm langen, oben blind geschlossenen Säcken, die ventral in einen gemeinschaftlichen Ausführungsgang übergehen, der als Anfangstheil der Röhre angesehen werden kann. Die vordere Wand des proximalen Röhrenabschnittes stülpt sich als Längspapille in eine sackartige Erweiterung, welche nach hinten und oben in den Drüsengang, nach unten in die Röhre übergeht. Der Eileiter mündet mit verhältnismäßig enger Öffnung durch die Papille in diesen Sack, aus welchem die Eier in die Röhre gelangen.

Das Lumen der Drüsensäcke ist mit einem hohen Cylinderepithel ausgestattet, das einer Membrana propria aufsitzt, auf die lockeres Bindegewebe mit dem serösen Überzug folgt. Die Epithelzellen sind in

ihrem oberen Drittheil kolbenförmig angeschwollen und mit einer klaren Inhaltsmasse gefüllt; nach der Tiefe grenzt sich eine körnige Masse ab, in welcher der Kern liegt. Bei vielen Zellen fehlt die Inhaltsmasse in dem hell erscheinenden oberen Abschnitt, so dass sie das Bild der Becherzellen aufweisen. In dem Drüsenraum sind Zerfallsmassen kugeliger Klumpen, die dem Lumen der Zellbecher entsprechen, angesammelt.

Die Tunica propria baut sich aus einem zierlich verzweigten Maschenwerk retikulären Bindegewebes auf, das vielfach leisten- und zottenförmig in das Lumen der Drüse vorspringt, wesshalb die Schleimhaut in lauter Taschen und Rinnen gefaltet erscheint. Das Drüsenepithel setzt sich eine Strecke in dem Ausführungsgang fort und geht vor der Einmündungsstelle des Eileiters in ein Cylinderepithel, wie es in der Röhre vertreten ist, über.

Die Legeröhre zeigt cutane Einrichtung und kann als eine Modifikation der äußeren Haut aufgefasst werden. An ihr lassen sich Epidermis, Stratum mucosum, Cutis und innere Epithelschicht unterscheiden. Die Basis der Epidermis sitzt mit hohen Cylinderzellen der leicht wellenförmig geschlängelten Mucosa auf; die darüber liegenden Zellschichten nehmen kubische Gestalt an und verhornen nach der Oberfläche zu. Im Ganzen bauen acht bis zehn Zelllagen die verhältnismäßig mächtige Epidermis auf. Den Haupttheil der Röhre bildet die Cutis; sie besteht aus sehr zellreichem Bindegewebe, das sich nach der Anordnung seiner Elemente in zwei Zonen mehr oder weniger scharf sondert. In der peripheren Lage verlaufen die Bindegewebezüge radiär, in der centralen Zone longitudinal angeordnet. Theils in gleicher Anordnung, theils in unregelmäßigen Zügen ist fibrilläres Bindegewebe eingelagert, besonders in dem proximalen Abschnitt der Röhre. Eine sehr reichliche Gefäßverzweigung mit dünnwandigen weiten Venenräumen ist für die Cutis der Legeröhre charakteristisch. Die zahlreichen engen Gefäße der Cutis sind vielfach von fibrillärem Bindegewebe umsponnen; gegen die Grenze der Mucosa zu trägt die Cutis schwarze und gelbrothe Pigmentzellen. In dem distalen Abschnitt der Röhre finden sich keinerlei Muskelelemente, wohl aber in dem proximalen, von der Aftergegend ab nach innen, wo die Cutis allmählich ganz in quergestreifte Muskulatur mit wenig straffem Bindegewebe übergeht.

Die Muskulatur ist derart angelegt, dass ein Sphincter und ein Retractor auf Schnittserien zu erkennen ist. Unterhalb des retroperitonealen Bindegewebes liegt ein cirkulär verlaufender Muskel, der den Endabschnitt des Oviductes und den Anfang des distalen Röhrenab-

schnittes umfasst. Bei Kontraktionen schließt er die Mündung des Eileiters und übt einen Druck auf das sackartig erweiterte Ende des Ausführungsganges der Anhangsdrüse. Offenbar ist dieser Muskel von wichtiger Bedeutung für den Akt der Eiablage, und werde ich unten dieser Frage näher treten.

Der Retractor erscheint in regelmäßigen Lagen längs der vorderen Röhrenwand in der Cutis und grenzt nach vorn an den Enddarm. In dünneren Längslagen ist er lateral angeordnet und fehlt in der hinteren Wand der Röhre ganz. Eine Strecke nach unten hin lösen sich die Muskelbündel immer mehr auf und bilden mit der Cutis ein reichlich verzweigtes Netzwerk, das in dem proximalen Theil der Röhre in die von Muskelelementen freie Cutis übergeht. Das Lumen der Legeröhre kleidet ein mit spindelförmigen Kernen versehenes, hohes Cylinderepithel, das an der Ausmündungsstelle der Röhre in die mehrschichtige Epidermis übergeht, aus.

Nachdem ich meine Untersuchungen über vorliegende Arbeit abgeschlossen hatte, erschienen einige histologische Mittheilungen über die Legeröhre des Bitterlings von Leydig (28). An nicht konservirten Präparaten der Röhre entdeckte dieser Autor Muskelelemente, woraus er auf das Vorhandensein eines Muskelnetzes schließt. Ich konnte in dem größten distalen Theile der Röhre auf Schnittserien niemals Muskulatur finden, aber sehr wohl in dem kürzeren proximalen Ende und zwar stets in Anordnung eines Sphincters und Retractors. Leydig erwog die Angabe Noll's, die Röhre zeige beim Legeakt Erektion, spricht aber keine definitive Ansicht über diese Frage aus: er scheint anzunehmen, als werde die Streckung durch das Passiren des Eies bewirkt und legt besonderen Werth auf das Vorhandensein der Muskulatur, die bei dem Legeakt von Bedeutung sei.

Eigentliche Erektion halte ich nach der histologischen Beschaffenheit der Röhre nicht für möglich, da ein Corpus cavernosum fehlt. Die beschriebene Streckung kann nur durch das eingetretene Ei nebst Schleimmassen veranlasst werden. Noll sah diese Erscheinung nur, wenn das Ei in die Röhre einschoss, welche Beobachtung ich bestätigen kann. An geschlechtsreifen, selbst getödteten Bitterlingsweibchen gelingt es meist, durch Druck auf den Leib Eier und Schleimmassen in die Röhre zu pressen, worauf letztere ebenfalls eine Streckung erfährt. Das Einschießen des Eies in die Röhre halte ich für eine Funktion des Sphincter, tritt er in Aktion, nachdem das Ei den Oviduct verlassen hat und in die sackartige Erweiterung gelangte (Fig. 13 *B*), dann schließen sich Eileiter nebst Ausführungsgang der Anhangsdrüse, und das Ei wird in die Röhre geschoben. Gleichzeitig werden angesammelte

Schleimmassen der Anhangsdrüse durch den Sphincter dem Ei nachgepresst, so dass ein blitzschnelles Ausstoßen desselben, wie es Noll beobachtete, ermöglicht wird. Genannter Autor sah ferner, dass das Ablegen des Eies zuweilen misslingt und dieses dann wieder in die Leibeshöhle zurückkehrt. In diesem Falle reichte wohl die Masse des nachgepressten Schleimes nicht hin, das Ei vollständig auszustoßen, vielleicht war auch die Kontraktion des Sphincter zu schwach. Der Rücktritt des Eies aus der Röhre in die sackartige Erweiterung ist, wenn die Kontraktion des Sphincter unterbrochen wird, sehr wohl erklärlich, denn die elastisch gespannte Wand der Legeröhre übt einen Druck auf den Inhalt aus und bewirkt unter gegebenen Umständen eine Rückkehr des Eies.

Die wechselnden Verlängerungen und Verkürzungen der Legeröhre schreibe ich der Wirkung des Retractors, und dem Füllungsgrad des Venennetzes zu.

12. Bemerkungen über das Hochzeitskleid des männlichen Bitterlings, sowie über den bitteren Geschmack des Fisches.

von Siebold (1) und Heckel und Kner (2) haben bereits gute systematische Beschreibungen über Rhodeus amarus herausgegeben, ich beschränke mich daher nur auf einige ergänzende Angaben bezüglich der sogenannten »Knochenwärzchen«, des Hochzeitskleides und der Ursache des bitteren Geschmackes dieses Fisches.

Zur Laichzeit bilden sich auf der Nase des männlichen Bitterlings kleine warzenähnliche Höcker, welche man früher unzutreffend als Knochenwärzchen bezeichnete. Leydig (28) verglich sie mit den Hornstacheln anderer Cyprinoiden und erkannte sie als Epidermisgebilde, die in Gestalt kleiner Säckchen in der Haut sitzen.

Hinsichtlich ihrer histologischen Einrichtung spreche ich sie als Hautmodifikationen vom Charakter echter tubulöser Drüsen an. Sie sind becherförmig bis sackartig gestaltet, haben enge, kraterförmige Mündung, eine Tiefe von 0,6 bis 0,8 mm, und einen Querdurchmesser von 0,4 bis 0,6 mm. Rechts und links auf der Oberlippe sitzt ein Konglomerat aus acht bis zehn solcher Drüsen, die nur wenig über die Oberfläche der Haut prominiren und durch sehr gefäßreiches Bindegewebe in engem Zusammenhang stehen. Bei dem Übergang in die Drüsen wird das Stratum mucosum zu einer verschwindend dünnen Schicht, die als Membrana propria aufgefasst werden kann und der ein mehrschichtiges Epithel aufsitzt. Leydig (28) giebt an, dass von der Wand der »Säckchen« Septen in regelmäßigen Abständen nach dem

Inneren vorspringen; ich konnte nach meinen Beobachtungen diesen Befund jedoch nicht bestätigen.

Das der Membrana propria direkt aufsitzende Cylinderepithel geht unverändert in die becherförmigen Einstülpungen über, die darüberliegenden etwa 14 Schichten kubischer Zellen weichen durch ihre beträchtliche Größe sehr wesentlich von den Epidermiszellen der äußeren Haut ab. Nach dem Ausführungsgang hin gewinnen sie immer größeren Umfang und stehen nur in lockerer Verbindung oder liegen abgestoßen in Haufen zusammen. Diese Zerfallszellen werden durch neugebildeten Ersatz aus der Tiefe durch die Öffnung nach außen gedrängt.

Über den bitteren Geschmack finden sich in der Litteratur die verschiedensten und widersprechendsten Angaben. Die Einen messen Rhodeus einen widerlich bitteren Geschmack bei, andere Ichthyologen bestreiten ihn oder bezeichnen nur das Fleisch oder die Leibesorgane als bitter; über die wirkliche Ursache desselben fand ich jedoch keine zutreffende Angabe. Die Gallenblase des Bitterlings ist außergewöhnlich groß und immer stark mit dünnflüssig, gelblichgrünem Inhalt gefüllt, der einen widerlich bitteren Geschmack hat und beim Braten oder Sieden des Fisches sich dem Fleisch besonders stark aber den Baucheingeweiden mittheilt. Wird die Gallenblase vor der Zubereitung des Fischchens entfernt, dann behält das Fleisch einen angenehmen und keineswegs bitteren Geschmack. Die Galle des Bitterlings hat an und für sich nichts Specifisches, die der Schleie z. B. ist eben so bitter; nur die außergewöhnliche Menge dieses Sekrets ist für den Bitterling charakteristisch und verleiht ihm mit Recht seinen Namen.

Zur Laichzeit bekommt das Bitterlingsmännchen ein in allen Farben irisirendes Hochzeitskleid, wie es prächtiger kein Süßwasserfisch zeigt. K. E. von Siebold (1) giebt neben einer genauen Beschreibung dieses Farbenkleides eine kolorirte Abbildung, auf die ich verweise. Ich fand, dass jede Schuppe des Bitterlings auf ihrer Oberfläche mit zahlreichen, feinsten Schüppchen, die in cirkulären Reihen angeordnet sind, besetzt ist. Bei auffallendem, resp. reflektirtem Lichte schillern unter dem Mikroskop diese Schüppchen in allen Regenbogenfarben; nach der Einstellung durchfallenden Lichtes verschwinden diese prächtig irisirenden Bilder. Der Farbenglanz ist daher eine Interferenzerscheinung der kleinen Schüppchen, ihm gesellen sich noch andere, von Pigmentzellen ausgehende Farben zu. Allenthalben finden sich in der Haut des Bitterlings orangefarbene und dunkelbraune Pigmentzellen; besonders an den Rändern der Schuppen und in der Haut der Flossen. Durch den Reichthum an dunkelbraunen Pigmentzellen sind die Flossen zu-

weilen schwarz umrandet oder mit dunklen Flecken besät. Zwischen die Flossenstrahlen sind sehr zahlreich orangerothe Pigmentzellen eingelagert. Durch das Gemisch der Interferenzstrahlen wird dem lebhaften Farbenkleid des Bitterlings der schöne Metallglanz in herrlich irisirendem Lichte verliehen, indess die dunklen Pigmentzellen jene prächtig wirkenden Farben an manchen Stellen zu warmen Tönen abstufen, so dass das ganze Farbenkleid auf das Auge als angenehm harmonisches Bild wirkt.

Das häufige Schwinden und Wiederkehren des Farbenkleides erklärt sich aus der Kontraktilität der Pigmentzellen, mit ihr schwinden die orangerothen und dunklen Farbentöne des Hochzeitskleides nahezu ganz. Eingefangene Bitterlinge verlieren dasselbe meist nach einer Stunde und bekommen es in Zimmeraquarien in vollster Pracht nicht wieder. Am herrlichsten gestaltet sich die Farbe bei sexueller Aufregung, wie ich sie während des Samenergusses beobachtete. Einen starken Einfluss auf die Pigmentzellen hat das Licht. Wird Rhodeus im Sonnenlicht getödtet, so erscheinen die dunkelbraunen Pigmentzellen in breiten sternförmigen Ausläufern, die rothen Pigmente sind mehr umschriebene Flecken, die vielfach in einander übergehen und sich oft in ununterbrochenen Flächen ausbreiten. Verbringt man das Fischchen einige Zeit in einen dunklen Raum und tödtet es mit heißem Sublimat, so erweisen sich alle Pigmentzellen ohne irgend welche Ausläufer als runde, kleinste Punkte. Befanden sich die Bitterlinge in solcher Menge im Aquarium, dass sie der Erstickung nahe waren, dann stellte sich bei allen Männchen das Hochzeitskleid in voller Pracht ein, selbst einige Stunden nach dem Tode bestand es noch fort; wurde vor dem Ersticken noch rechtzeitig für frisches Wasser gesorgt, so schwand schon nach wenigen Minuten die Farbenpracht. Diese Erscheinung beruht wohl auf der allzu starken Kohlensäureansammlung im Blute.

13. Wechselbeziehungen zwischen Muschel und Bitterling zur Erhaltung der Art.

Die Muschelkieme ist für ein Fischei die denkbar günstigste Brutstätte, sie garantirt dem Bitterling eine starke Vermehrung und somit die Erhaltung der Art. An den für diese Fischart günstigen Orten, wo Teich- und Flussmuscheln reichlich vertreten sind, findet sich auch meist der Bitterling außerordentlich häufig. In den Tümpeln der Umgegend Erlangens und in den bischöflichen Weihern bei Texendorf z. B. tritt der Bitterling in dichtgedrängten Scharen zu Tausenden und aber Tausenden wie keine andere Fischart auf, was ich auf das sehr zahlreiche Vorkommen der Teichmuschel in jenen Gewässern zu-

rückführe. Frankfurter Fischer theilten mir mit, dass sie den Bitterling früher im Main sehr häufig fanden, seit den dortigen Hafenbauten sei er aber ganz selten geworden. Durch die umfassenden Wasserarbeiten des Ausbaggerns und der Ufereindämmung fanden daselbst die meisten Muscheln ihren Untergang, wodurch die Verminderung des Bitterlings an diesen Orten wohl bedingt ist.

Heckel und Kner (2) setzen nur eine geringe Vermehrung des Bitterlings voraus, »da seine gelblichen Eier von auffallender Größe und daher nicht sehr zahlreich sind«. Diesen Forschern war allerdings die ausgezeichnete Brutpflege, welche dem Bitterlingsei in der Muschel zu Theil wird, unbekannt.

Die Fischeier sind ja bekanntlich einer Reihe Gefahren, denen die größte Anzahl anheimfällt, ausgesetzt. In der Muschel dagegen ist das Ei gut geborgen, es fällt keinen anderen Thieren zur Beute, findet nicht Untergang im Sand oder Schlamm und ist vor mechanischen Verletzungen in schönster Weise geschützt. Auch der Infektionsgefahr ist es weit weniger, als andere Fischeier ausgesetzt, da stets gereinigtes Wasser die Kiemen der Muschel durchströmt und abgestorbene Eier ausgestoßen werden. Gegendienste leistet Rhodeus der Muschel bei der Brutpflege ihrer Embryonen, die sich nach Leydig's Entdeckung mittels spitzer Widerhaken an gewissen Fischen anhaften und von der Haut ihres Wirthes encystirt werden, um so auf einige Zeit ein Schmarotzerleben zu führen. Die meisten Muscheln stoßen ihre Brut innerhalb der langen Laichzeit des Bitterlings aus, und ist durch den Aufenthalt des letzteren in unmittelbarer Nähe der Muschel den ausgestoßenen Embryonen Gelegenheit gegeben, sich Rhodeus als Wirth zur Weiterentwicklung zu wählen. Die lange Ausdehnung der Laichzeit des Bitterlings und die jedesmalige Ablage nur eines oder zweier Eier kommt den in verschiedenen Zeiten laichenden Muscheln hinsichtlich der Unterkunft ihrer Embryonen sehr zu statten; andererseits wird dadurch aber auch die Vermehrung des Bitterlings begünstigt, da ein rascher Verlauf des Laichens eine baldige Überladung der Muschelkiemen zur Folge hätte und die größte Anzahl der Eier ihren Untergang im Freien fände.

Erlangen, im Juli 1892.

Litteraturverzeichnis.

1. K. E. v. Siebold, Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1863.
2. J. Heckel und R. Kner, Die Süßwasserfische der österreichischen Monarchie. Leipzig 1858.

3. Ferd. Kraus, Über den Bitterling. in: Jahreshefte für vaterländische Naturkunde in Württemberg. Jahrg. 1858. p. 121—123.
4. C. F. Noll, a) Gewohnheiten und Eierlegen des Bitterlings. in: Zoologischer Garten. Frankfurt a/M. XVIII. Jahrg. 1877. p. 351—379. — b) Bitterling und Malermuschel. Ebenda. Frankfurt a/M. XI. Jahrg. p. 237—238. — c) Der Main in seinem unteren Laufe. 1866. p. 31.
5. H. Aubert, Zeitschr. f. w. Zoool. Bd. VII. 3. Heft. p. 363.
6. J. Russeger, Reisen in Europa, Asien und Afrika. 1834. p. 998—999.
10. Cavolini, Erzeugung der Fische und Krebse, deutsch von Zimmermann. 1792.
11. J. Brock, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Knochenfische. in: Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878.
12. W. His, a) Untersuchungen über das Ei und die Entwicklung von Knochenfischen, besonders des Salmes. in: Zeitschr. f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Bd. I. 1876.
13. J. Janosik, Partielle Furchung bei Knochenfischen. in: Arch. f. mikr. Anatomie Bd. XXIV. p. 472—474.
14. Miecz. v. Kowalevski, Über die Entwicklungsprocesse der Knochenfische. in: Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XLIII. 1886.
15. R. Bonnet, Der Bau und die Cirkulationsverhältnisse der Acephalenkieme. in: Morph. Jahrb. Bd. III. 1877. p. 282—322.
16. C. Kupffer, Die Entwicklung des Herings im Ei. in: Jahresbericht der Kommission zur wissensch. Untersuchung d. deutschen Meere. Berlin 1878.
17. W. H. Ranson, a) Observations on the Ovum of Osseous Fishes. Proceed. Soc. London. XV. 1860. p. 226—229. — b) Observations on the Ovum of Osseous Fishes. Philosophical Transactions. Vol. CLVII. 1868. p. 122.
18. C. K. Hoffmann, Vorläufige Mittheilung zur Ontogenie der Knochenfische. in: Zool. Anz. Bd. III. 1880.
19. Lerebouillet, Annal. des sc. nat. 1861. p. 122.
20. E. Ziegler, Die embryonale Entwicklung von Salmo salar. Freiburg 1882.
21. J. Oellacher, Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Knochenfische. Leipzig 1872.
22. K. E. v. Baer, Untersuchungen über die Entwicklungsgesch. der Fische. p. 4.
23. A. Sabatiér, La moule commune p. 1—132. in: Annales des sciences naturelles. Sixième série. Tom V. 1877.
24. Alexander Agassiz and C. O. Whitman, a) The development of osseous fishes. — b) The preembryonic stages of development. Part. 1. The history of the egg from fertilization to cleavage. in: Mem. Mus. Harvard College. Vol. XIV. 40 p. Pl. XX—XXXI.
25. G. Brook, Note on the Epiblastic Organ of the Segmental Duct in Teleostean Fishes and in Bird. in: Proc. R. Soc. Edinburgh. Vol. XIV. p. 368—370.
26. J. H. List, Zur Entwicklung der Knochenfische (Labriden). in: Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XLV. Jahrg. 1887. p. 595—645.
27. C. Kupffer, Über die Entwicklung der Knochenfische. in: Arch. f. Mikr. Anat. Bd. VI. Jahrg. 1868.
28. F. Leydig, Zur Kenntnis der Legeröhre des Bitterlings. in: Noll, Zool. Garten. Frankfurt a/M. p. 129—133. Jahrg. 1892.

Die zu dieser Arbeit gehörende **Tafel XXIII** nebst **Erklärung** befindet sich in »**Zeitschr. f. wiss. Zoologie**« LV. Bd. 4. Heft.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.